

# Gemeinsame Krankheitsabwehr in Ameisengesellschaften

Sylvia Cremer

"Soziale Immunität" bei Ameisengesellschaften bedeutet, dass nicht nur die einzelnen Kolonimitglieder individuell Krankheiten bekämpfen, sondern dass darüber hinaus kollektive Massnahmen, beispielsweise gemeinsame Nesthygiene und gegenseitiges Putzen, Krankheiten eindämmen können und Epidemien in den Kolonien verhindern helfen.

Leben viele Individuen auf engem Raum zusammen, so können sich Krankheiten leicht ausbreiten. Dies ist um so mehr der Fall, je enger Gruppenmitglieder miteinander verwandt sind, da sie daher gegenüber den gleichen Krankheitserregern anfällig sind. Dies gilt ebenso für Monokulturen in der Landwirtschaft wie auch für enge Familienverbände in Gesellschaften von Menschen und im Tierreich. Besonders grosse Familienverbände finden sich in den Kolonien sozialer Insekten (Wespen, Bienen, Ameisen und Termiten), die eine Gruppengrösse von wenigen Hundert bis mehreren Millionen Tieren umfassen können – meist Abkömmlinge einer einzigen Königin (Hölldobler and Wilson 1990, Schmid-Hempel 1998).

Durch den engen Sozialkontakt in Gesellschaften kommt es zwar vermehrt zur Krankheitsausbreitung, allerdings ermöglicht er auch eine zusätzliche Ebene der "sozialen Krankheitsabwehr" (Cremer et al. 2007, Wilson-Rich et al. 2009, Evans and Spivak 2010). Diese besteht aus kol-

lektiv durchgeführten Massnahmen, die die Zusammenarbeit mehrerer Tiere umfassen, sei es, weil sie sich gegenseitig helfen (z.B. putzen und pflegen), oder weil sie gemeinsam eine bestimmte Aufgabe durchführen (z.B. Nesthygiene).

Gleich wie ein einzelner Organismus, so kann sich auch der "Superorganismus" Ameisenkolonie (Wheeler 1911, Cremer and Sixt 2009) in mehreren Schritten vor Krankheiten schützen (Cremer et al. 2007): zunächst sollte durch Vermeidung riskanter Bereiche oder Individuen eine Ansteckung mit dem Krankheitserreger vermieden werden. Nach erfolgter Infektion sollte die Vermehrung des Erregers eingedämmt werden und letztlich sollte die Verbreitung eingeschränkt werden, sei es zu Nachbar- oder zu Tochterkolonien. Soziale Insektenstaaten haben eine Vielzahl ausgefeilter Strategien entwickelt, um Ansteckung, Vermehrung und Verbreitung ansteckender Krankheiten einzuschränken.

Ameisen und Bienen erkennen und vermeiden kontaminierte Bereiche und ziehen im Fall einer Häufung infektiösen Materials rund um ihr Nest einfach um (Drees et al. 1992, Oi and Pereira 1993). Da beim Verlassen des geschützten Nestes gerade während der Futtersuche ein Kontakt mit Parasitoiden, Parasiten und Pathogenen nicht immer vermieden werden kann, haben soziale Insekten aktive Massnahmen ergriffen, sich während die-

ser risikoreichen Aufgaben zu schützen. Ein besonders spektakuläres Beispiel stellen die extrem hochentwickelten Blattschneiderameisen dar. Diese schneiden kleine Stückchen von Blättern ab, tragen diese ins Nest ein, und nutzen sie als Substrat zum Wachstum eines Pilzes, von dem sie sich ausschliesslich ernähren (Pilzgarten). Um das Einbringen von Pathogenen zu vermeiden, "reitet" eine Mini-Arbeiterinnenkaste auf den abgeschnittenen Blättern mit zum Nest (Abb. 1), putzt diese, und wehrt zusätzlich noch Angriffe parasitoider Fliegen ab (Vieira-Neto et al. 2006). Zusätzlich zu den grossen Arbeiterinnen, die die Blätter schneiden und tragen hat sich in diesen Arten also zum Schutz vor Infektion noch eine weitere, viel kleinere, Arbeiterinnenkaste entwickelt.

Des weiteren betreiben soziale Insekten sehr effiziente Nesthygiene. Dies umfasst das Entfernen von nicht mehr Nutzbarem wie Essensresten (Bot et al. 2001, Hart and Ratnieks 2002) sowie von toten Gruppenmitgliedern (Wilson et al. 1958, Howard and Tschinkel 1976) aus dem Nest auf Müllhalden bzw. Friedhöfe, die meist ausserhalb des Nestes liegen. Gerade in den grossen Kolonien der Blattschneiderameisen fallen aufgrund der verbrauchten Blätter sehr grosse Mengen an Abfall an, die je nach Art entweder ausserhalb des Nestes, oder in unterirdischen "Kompostierkammern" gelagert werden. Zusätzlich zu dieser klaren räumlichen Trennung des Pilzgartens im Nestinneren von der Mülldeponie, kommt es auch noch zu einer Verhaltensabgrenzung der Pilzgartenarbeiterinnen von den Abfallarbeiterinnen. Das Abfallmaterial



Abb. 1: Kleine Arbeiterinnenkaste der Blattschneiderameise *Atta*. Kleine Arbeiterinnen putzen die Blätter, während sie ins Nest eingetragen werden. Copyright Sophie A.O. Armitage, Universität Münster

wird nicht direkt aneinander übergeben, sondern indirekt ohne jegliche Interaktion durch Ablegen und späteres Aufsammeln an einer "Übergabestation". Sollte sich eine Abfallarbeiterin doch einmal in den sauberen Pilzgarten wagen, wird sie von den Pilzgärtnerinnen aggressiv vertrieben (Hart and Ratnieks 2002).

Neben strukturellen und verhaltensbedingten Hygienemassnahmen werden auch antimikrobielle Mittel zur Reinhaltung des Nestes genutzt. Substanzen wie Baumharz werden von Ameisen und Bienen gesammelt und ins Nest eingebracht (Christe et al. 2003) und – wie im Fall der Honigbiene – zum Kittmaterial Propolis weiterverarbeitet (Simone-Finstrom and Spivak 2010). Die Auskleidung des Nestes mit diesen Substanzen verringert Pilz- und Bakterienwachstum im Nest und somit auch Erkrankungen der Bewohner (Chapuisat et al. 2007). Das Baumaterial einiger Termiten besteht sogar ganz aus ihrem eigenen Kot, der ebenfalls antimikrobielle Wirkung hat (Rosengaus et al. 1998a), und Wespen applizieren ihr Gift im eigenen Nest (Baracchi et al. 2012).

Zusätzlich zu diesen vorbeugenden Massnahmen, die ständig durchgeführt werden, kommt es bei Krankheitsbefall zu weiteren Reaktionen der Tiere. Zunächst versuchen die gesunden Kolonienmitglieder durch Putzen die exponierte Brut oder adulte Nestgenossen vor einer Infektion zu schützen. Wenn dies jedoch nicht gelingt, dann wird durch Entfernen infektiöser Individuen aus dem Nest der Rest der Kolonie vor Ansteckung geschützt.

Nach Kontakt mit Krankheitserregern werden sowohl Brut (Ugelvig et al. 2010, Tragust et al. 2013b) wie auch adulte Arbeiterinnen (Rosengaus et al. 1998b, Hughes et al. 2002, Reber et al. 2011) von Nestmitgliedern geputzt (Abb. 2). Hierbei nutzen die Tiere ihre Mundwerkzeuge zum Entfernen infektiösen Materials von der Körperoberfläche der exponierten Tiere. Es war seit längerem bekannt, dass dieses Putzverhalten durch Entfernen der Keime das Infektionsrisiko der exponier-



Abb. 2: Putzverhalten bei Gartenameisen. *Lasius* Arbeiterinnen putzen ein pilzexponiertes Tier (*Metarhizium* Pilz), das zur besseren Erkennung rot farbmarkiert wurde. Copyright Matthias Konrad, IST Austria

ten Tiere erniedrigt, bzw zu einem milderen Krankheitsverlauf führt (Hughes et al. 2002, Cremer et al. 2007). Die Arbeitsgruppe von Sylvia Cremer konnte jedoch kürzlich zeigen, dass neben der mechanischen Entfernung der Krankheitserreger auch noch Desinfektion der Körperoberfläche mit antimikrobiellen Substanzen eine weitere sehr wirksame Komponente des Putzverhaltens darstellt (Tragust et al. 2013a). So applizieren Gartenameisen ihr – hauptsächlich aus Ameisensäure bestehendes – Gift während des Putzens auf exponierte Brut, und verringern so die Keimung beispielsweise pathogener Pilzsporen, die manuell nicht entfernt werden konnten.

Das Gift wird direkt auf die exponierte Brut gesprüht, indem die putzende Arbeiterin ihren Hinterleib mit dem Ausgang der Giftdrüse – der Azidopore – über die exponierte Brut beugt. Interessanterweise zeigen die Ameisen jedoch weit häufiger eine Applikation mithilfe ihrer Mundwerkzeuge, nachdem sie das Gift zuvor oral aufgenommen haben (Tragust et al. 2013a). Auf den ersten Blick ist dies ein erstaunliches Verhalten, da die Ameisen keineswegs gegen ihr eigenes Gift resistent sind. Der Mundraum der Ameisen ist jedoch, ebenso wie das Körperäussere, von einer dicken Kutikulaschicht ausgekleidet. Es ist daher anzunehmen, dass die Ameisen wohl keine Probleme durch die Giftspeicherung im Mund haben. Diese bietet jedoch noch einen weiteren Vorteil: das abgeputzte infektiöse Material wird von den Putzerinnen zunächst in ihren sogenannten Backentaschen (Infra-buccaltaschen) gesammelt und komprimiert, und später ausgespuckt (Quinlan

and Cherrett 1978, Little et al. 2003). Die Giftaufnahme in den Mund bewirkt nun auch in diesen Backentaschen eine weitere Desinfektion, so dass nicht nur das putzende Tier selbst vor Ansteckung geschützt wird, sondern auch die ausgespuckten Pellets eine niedrigere Keimungsrate aufweisen (Tragust et al. 2013a), und somit die Umgebung weniger stark kontaminiert wird. Das Gift zumindest einiger Ameisenarten hat somit neben der Schutzfunktion gegen Fressfeinde auch eine weitere Funktion in der Abwehr gegen Krankheiten.

Falls dennoch eine Erkrankung der Brut erfolgt, so wird diese aus dem Nest entfernt. Wie seit längerem bekannt ist, zeigen Honigbienen ein Hygieneverhalten, bei dem sie die Deckel der Waben mit erkrankter Brut öffnen und die Brut entfernen (Rothennuhler 1964). Diese Aufgabe wird v.a. von Arbeiterinnen mittleren Alters durchgeführt, und zwar besonders effizient in Kolonien, die einen sehr guten olfaktorische Erkennungssinn haben (Gramacho and Spivak 2003). Es ist also anzunehmen, dass diese "hygienischen Bienen" die Infektion durch die verschlossenen Waben riechen können. Die Arbeitsgruppe von Sylvia Cremer hat kürzlich beschrieben, dass auch Ameisen ein ähnliches Verhalten zeigen (Ugelvig et al. 2010, Tragust et al. 2013b), obgleich Ameisen die Brut nicht in einzelnen Waben isolieren, sondern frei ins Nest legen. Interessanterweise entfernen die Ameisen die infizierte Brut aus ihrem Nest (Abb. 3), noch bevor sich äussere Anzeichen der Erkrankung zeigen und neue infektiöse Stadien des Pathogens bilden (Ugelvig et al. 2010, Tragust et al. 2013b). Somit ist

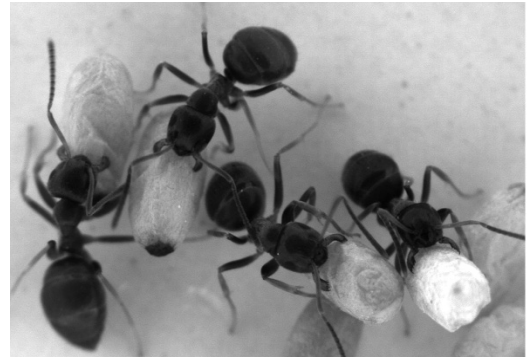


Abb. 3: Hygieneverhalten bei Gartenameisen. *Lasius* Arbeiterinnen entfernen pilzinfizierte Puppen (*Metarhizium* Pilz) aus der Kolonie. Copyright Line V. Ugelvig und Barbara Mitteregger, IST Austria

anzunehmen, dass die Ameisen die Infektion frühzeitig erkennen können und die Brut entfernen, bevor sich neue Infektionsstadien bilden. Hierbei sind die Ameisen erstaunlich präzise in der Erkennung, welche Brut erkrankt ist und welche nicht, und tragen abgesehen von kleineren Fehlern nur die infizierte Brut aus dem Nest. Auffallenderweise tragen Arten mit kokon-geschützten Puppen diese viel seltener aus dem Nest als die Larven, während es einen solchen Unterschied zu Larven bei Arten mit offenen Puppen nicht gibt (Tragust et al. 2013b). Auch scheint der Kokon eine Art Schutzmantel darzustellen, der es Pathogenen – die wie viele Pilze ihren Wirt durch die Kutikula penetrieren – erschwert, den Wirt zu infizieren. Basierend auf diesem niedrigeren Infektionsrisiko werden diese kokon-geschützten Puppen dann auch weniger aus dem Nest geworfen, obgleich sie ebenso eine Kontamination mit Pilzsporen erfahren haben.

Während die immobile Brut bei Infektion von den Arbeiterinnen aus dem Nest

ausgetragen wird, kommt es in den meisten Fällen nicht zu einem "Rauswurf" adulter kranker Kolonimitglieder. Obwohl die gesunden Kolonimitglieder den kranken gegenüber keine offensichtliche Aggression zeigen, halten sich Tiere, die entweder mit einem Pathogen in Kontakt gekommen, oder erkrankt sind, trotzdem weniger in der Kolonie auf als gesunde. Line V. Ugelvig und Sylvia Cremer (2007) konnten zeigen, dass exponierte Tiere sofort nach ihrem Kontakt zu einem Pilzpathogen die Brutkammer präferentiell verlassen und keine Brutpflege mehr betreiben. Weiterhin scheinen moribunde Bienen (Rueppell et al. 2010) und Ameisen, egal ob sie aufgrund von Krankheit oder generellen Alterungsprozessen dem Tod nahe sind (Heinze and Walter 2010, Bos et al. 2012), das Nest zu verlassen. Diese "Selbst-Entfernung" sollte niedrige Interaktionsraten dieser Tiere mit ihren Nestgenossen zufolge haben und erniedrigt daher wahrscheinlich auch das Ansteckungsrisiko. Eine Art Quarantäne betreiben jedoch Termiten, die ihre an Nematoden erkrankten Nestgenossen permanent mit ihren Kotwänden einmauern (Epsky and Capinera 1988).

Somit greifen also bei der kollektiven Krankheitsabwehr in den Gesellschaften sozialer Insekten viele Mechanismen ineinander: Pflegeverhalten, Verwendung antimikrobieller Substanzen, sowie die Modulation von Interaktionen zwischen den Kolonimitgliedern, die die Routen der Krankheitsausbreitung einschränken. Welche genauen Effekte diese Veränderung der sozialen Netzwerke auf die Krankheitsausbreitung hat, ist bislang noch nicht genauer verstanden und wird

derzeit durch eine Kombination empirischer Studien und mathematischer Modellierung untersucht (Naug and Camazine 2002, Feffermann et al. 2007).

Dass das Zusammenleben mit gesunden Nestmitgliedern einen schützenden Effekt und eine Erniedrigung des Erkrankungsrisikos von Tieren hat, die mit Krankheitserregern in Kontakt kamen, wurde in sehr vielen Studien gezeigt (zusammengefasst in Cremer et al. 2007, Wilson-Rich et al. 2009, Evans and Spivak 2010). Welchen Einfluss das Zusammenleben mit kranken Tieren jedoch auf das Überleben und die Immunfunktion der Nestmitglieder hat, ist bislang noch weniger umfangreich untersucht. Einige Studien konnten zeigen, dass die Pflege kranker Nestangehöriger nur in relativ geringem Ausmass zu einer Erkrankung der pflegenden Tiere führt (Rosengaus et al. 1998b, Hughes et al. 2002, Konrad et al. 2012). Stattdessen kann es sogar zu einem Schutz der pflegenden Tiere kommen, durch "soziale Immunisierung", die bislang für Termiten und Ameisen nach Exposition mit Pilzsporen oder Bakterien beschrieben wurde (Traniello et al. 2002, Ugelvig and Cremer 2007, Hamilton et al. 2011, Konrad et al. 2012). Enger Sozialkontakt zu exponierten Tieren kann die Resistenz der Nestmitglieder gegen das jeweilige Pathogen erhöhen, so dass sie eine geringere Sterberate zeigen, wenn sie selbst mit dem Pathogen exponiert werden, als Tiere, die zuvor nur mit gesunden Tieren zusammengelebt haben.

Die Arbeitsgruppe von Sylvia Cremer hat den zugrundeliegenden Mechanismus dieser sozialen Immunisierung für Gartenameisen (*Lasius neglectus*) nach

Pilzexposition (*Metarhizium anisopliae*) untersucht. Sie konnte nachweisen, dass sich zuvor gesunde Nestmitglieder bei der Krankenpflege der exponierten Tiere mit geringen Mengen der pathogenen Pilzsporen anstecken und Mini-Infektionen entwickeln. Diese Mini-Infektionen verlaufen jedoch nicht tödlich (nur ca 2% der Nestmitglieder sterben an einer Pilzinfektion), sondern führen zur Hochregulierung einiger Immungene und einer erhöhten Immunabwehr gegen den Pilz. Diese Immunstimulierung bildet die Grundlage für das erniedrigte Erkrankungsrisiko, wenn diese Nestgenossen nach einigen Tagen Sozialkontakt zum exponierten Tier dann selbst einer hohen Pilzdosierung ausgesetzt werden (Konrad et al. 2012). Somit erhalten zuvor naive Nestmitglieder nach dem Prinzip der Variolation einen Immunschutz. Variolation wurde auch in der frühen Humanmedizin des 9. bis 17. Jahrhunderts praktiziert, um sich z.B. gegen die Pocken zu schützen (Brimnes 2004). Hierbei wurde infektiöses Material aus Pusteln Erkrankter gewonnen und Gesunden – zumeist den Kindern Adliger – in aufgeritzte Haut eingegeben. In den meisten Fällen bekamen die Kinder nur einen sehr milden Krankheitsverlauf und waren dann lebenslang immun. Da diese Methode jedoch das Risiko von Erkrankungen mit tödlichem Verlauf in sich trägt, wurde sie später durch die moderne Impfung mit attenuierten bzw. toten Erregern ersetzt, die keinen Krankheitsausbruch auslösen können.

Das Zusammenleben mit pilzexponierten Ameisen führt somit zu einer Ansteckung der Nestmitglieder, die dann eine eigenständige Immunantwort entwickeln

(aktive Immunisierung). Ein anderer Mechanismus wurde für die soziale Immunisierung von Ameisen nach bakterieller Infektion vorgeschlagen (Hamilton et al. 2011). Hier scheinen infizierte Tiere schützende Immuneffektoren an ihre Nestmitglieder weiterzugeben. Somit werden Nestgenossen geschützt, ohne selbst eine eigene Immunantwort produzieren zu müssen (passive Immunisierung). Die Verbreitung der antimikrobiell wirkenden Substanzen vom erkrankten Tier zu seinen gesunden Nestmitgliedern kann im Zuge der Regurgitation von Nahrung und der gegenseitigen Fütterung erfolgen (Hamilton et al. 2011).

Das soziale Immunsystem von Insektengesellschaften spielt somit eine wichtige ergänzende Rolle zum individuellen Immunsystem und Abwehrverhalten der einzelnen Nestmitglieder. Es erlaubt nicht nur den grösseren Schutz derjenigen Tiere, die mit Krankheitserregern in Kontakt kamen, sondern gegebenenfalls sogar einen zusätzlichen Schutz für deren Nestmitglieder. Ameisenkolonien besitzen somit eine Art "Immungedächtnis auf Kolonieebene".

#### Literatur

- Baracchi, D., G. Mazza, and S. Turillazzi. 2012. From individual to collective immunity: The role of the venom as antimicrobial agent in the *Stenogastrinae* wasp societies. *J Insect Physiol* 58:188–193.
- Bos, N., T. Lefevre, A. B. Jensen, and P. d'Ettorre. 2012. Sick ants become unsociable. *J Evol Biol* 25:342–351.
- Bot, A. N. M., C. R. Currie, A. G. Hart, and J. J. Boomsma. 2001. Waste management in leaf-cutting ants. *Ethology Ecology & Evolution* 13:225–237.



- Brimnes, N. 2004. Variolation, vaccination and popular resistance in early colonial South India. *Med Hist* 48:199-228.
- Chapuisat, M., A. Oppliger, P. Magliano, and P. Christe. 2007. Wood ants use resin to protect themselves against pathogens. *Proc. R. Soc. Lond. B* 274:2013-2017.
- Christe, P., A. Oppliger, F. Bancala, G. Castella, and M. Chapuisat. 2003. Evidence for collective medication in ants. *Ecol. Lett.* 6:19-22.
- Cremer, S., S. A. O. Armitage, and P. Schmid-Hempel. 2007. Social immunity. *Curr. Biol.* 17:R693-702.
- Cremer, S. and M. Sixt. 2009. Analogies in the evolution of individual and social immunity. *Phil. Trans. Roy. Soc. B* 364 129-142.
- Drees, B. M., R. W. Miller, S. B. Vinson, and R. Georgis. 1992. Susceptibility and behavioral response of red imported fire ant (Hymenoptera: Formicidae) to selected entomogenous nematodes (Rhabditida: Steinernematidae & Heterorhabditidae). *J. Econ. Entomol.* 85:365-370.
- Epsky, N. D. and J. L. Capinera. 1988. Efficacy of the entomogenous nematode *Steinernema feltiae* against a subterranean termite, *Reticulitermes tibialis* (Isoptera, Rhinotermitidae). *J. Econ. Entomol.* 81:1313-1317.
- Evans, J. D. and M. Spivak. 2010. Socialized medicine: individual and communal disease barriers in honey bees. *J Invertebr Pathol* 103:S62-S72.
- Feffermann, N. H., J. F. A. Traniello, R. B. Rosengaus, and D. V. Calleri. 2007. Disease prevention and resistance in social insects: modeling the survival consequences of immunity, hygienic behavior, and colony organization. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 61:565-577.
- Gramacho, K. P. and M. Spivak. 2003. Differences in olfactory sensitivity and behavioural responses among honey bees bred for hygienic behavior. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 54:472-479.
- Hamilton, C., B. T. Lejeune, and R. B. Rosengaus. 2011. Trophallaxis and prophylaxis: social immunity in the carpenter ant *Camponotus pennsylvanicus*. *Biol Lett* 7:89-92.
- Hart, A. G. and F. L. W. Ratnieks. 2002. Waste management in the leaf-cutting ant *Atta colombica*. *Behavioral Ecology* 13:224-231.
- Heinze, J. and B. Walter. 2010. Moribund ants leave their nests to die in social isolation. *Curr. Biol.* 20:249-252.
- Hölldobler, B. and E. O. Wilson. 1990. *The Ants*. Harvard University Press, Cambridge.
- Howard, D. F. and W. R. Tschinkel. 1976. Aspects of necrophoric behavior in the red imported fire ant, *Solenopsis invicta*. *Behaviour* 56:158-180.
- Hughes, W. O. H., J. Eilenberg, and J. J. Boomsma. 2002. Trade-offs in group living: transmission and disease resistance in leaf-cutting ants. *Proc. R. Soc. Lond. B* 269:1811-1819.
- Konrad, M., M. L. Vyleta, F. J. Theis, M. Stock, S. Tragust, M. Klatt, V. Drescher, C. Marr, L. V. Ugelvig, and S. Cremer. 2012. Social transfer of pathogenic fungus promotes active immunisation in ant colonies. *PLoS Biol* 10:e1001300.
- Little, A. E. F., T. Murakami, U. G. Mueller, and C. R. Currie. 2003. The infrabuccal pellet piles of fungus-growing ants. *Naturwissenschaften* 90:558-562.
- Naug, D. and S. Camazine. 2002. The role of colony organization on pathogen transmission in social insects. *J. Theor. Biol.* 215:427-439.
- Oi, D. H. and R. M. Pereira. 1993. Ant behavior and microbial pathogens (Hymenoptera: Formicidae). *Fla. Entomol.* 76:63-74.
- Quinlan, R. L. and J. M. Cherrett. 1978. Studies on the role of the infrabuccal pocket of the leaf-cutting ant *Acromyrmex octospinosus* (Reich) (Hym., Formicidae). *Insect. Soc.* 25:237-245.
- Reber, A., J. Purcell, S. D. Buechel, P. Buri, and M. Chapuisat. 2011. The expression and impact of antifungal grooming in ants. *J Evol Biol* 24:954-964.
- Rosengaus, R. B., M. R. Guldin, and J. F. A. Traniello. 1998a. Inhibitory effect of termite fecal pellets on fungal spore germination. *J. Chem. Ecol.* 24:1697-1706.
- Rosengaus, R. B., A. B. Maxmen, L. E. Coates, and J. F. A. Traniello. 1998b. Disease resistance: a benefit of sociality in the damp-

- wood termite *Zootermopsis angusticollis* (Isoptera: Termitidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 44:125-134.
- Rothennuhler, W. C. 1964. Behavior genetics of nest cleaning in honey bees. IV. Responses of F1 and backcross generations to disease-killed brood. *Am Zoologist* 4:111-123.
- Rueppell, O., M. K. Hayworth, and N. P. Ross. 2010. Altruistic self-removal of health-compromised honey bee workers from their hive. *J Evol Biol* 23:1538-1546.
- Schmid-Hempel, P. 1998. *Parasites in social insects*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Simone-Finstrom, M. and M. Spivak. 2010. Propolis and bee health: the natural history and significance of resin use by honey bees. *Apidologie* 41:295 - 311.
- Tragust, S., B. Mitteregger, V. Barone, M. Konrad, L. V. Ugelvig, and S. Cremer. 2013a. Ants disinfect fungus-exposed brood by oral uptake and spread of their poison. *Curr. Biol.* 23:76-82.
- Tragust, S., L. V. Ugelvig, M. Chapuisat, J. Heinze, and S. Cremer. 2013b. Pupal cocoons affect sanitary brood care and limit fungal infections in ant colonies. *BMC Evol-Biol* 13:225.
- Traniello, J. F. A., R. B. Rosengaus, and K. Savoie. 2002. The development of immunity in a social insect: evidence for the group facilitation of disease resistance. *P. Natl. Acad. Sci. USA* 99:6838-6842.
- Ugelvig, L. V. and S. Cremer. 2007. Social prophylaxis: group interaction promotes collective immunity in ant colonies. *Curr. Biol.* 17:1967-1971.
- Ugelvig, L. V., D. J. C. Kronauer, A. Schrempf, J. Heinze, and S. Cremer. 2010. Rapid anti-pathogen response in ant societies relies on high genetic diversity. *Proc. R. Soc. Lond. B* 277:2821-2828.
- Vieira-Neto, E. H. M., F. M. Mundim, and H. L. Vasconcelos. 2006. Hitchhiking behaviour in leaf-cutting ants: an experimental evaluation of three hypotheses. *Insect. Soc.* 53:326-332.
- Wheeler, W. M. 1911. The ant-colony as an organism. *J. Morphol.* 22:307-325.
- Wilson, E. O., N. I. Durlach, and L. M. Roth. 1958. Chemical releasers of necrophoric behavior in ants. *Psyche* 65:154-161.
- Wilson-Rich, N., M. Spivak, N. H. Fefferman, and P. T. Starks. 2009. Genetic, individual, and group facilitation of disease resistance in insect societies. *Annu. Rev. Entomol.* 54:405-423.

Dr. Sylvia Cremer  
 IST Austria, Am Campus 1  
 A-3400 Klosterneuburg  
 sylvia.cremer@ist.ac.at